Труды Зоологического института РАН
Том 320, № 4, 2016, с. 450–466

УДК 595.142.39

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОС. ДОМБАЙ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ, КАРАЧАЕВО-ЧЕРКЕССИЯ)

А.П. Гераськина

Смоленский государственный медицинский университет, ул. Крупской, 28, 214019, Смоленск, Россия; e-mail: angersgma@gmail.com

РЕЗЮМЕ

Исследовано население и особенности биотопического распределения дождевых червей окрестностей поселка Домбай Тебердинского заповедника. Обследован горнолесной пояс, редколесья и криволесья в верхней границе леса, субальпийский луг и нижнегорное пастбище. Фаунистические и количественные учеты дождевых червей проведены в почве и валеже. При исследовании почвы использовали метод раскопки и ручной разборки почвенных проб. При изучении валежа производили ручной разбор стволов *Fagus orientalis* и *Picea orientalis* 2 и 3 стадий разложения. Расчет показателей количественных сборов производили как на единицу площади (1 м^2), так и единицу объема (1 м^3). Всего обнаружено 12 видов люмбрицид. Наибольшую численность, биомассу и повсеместное распространение имеет крымско-кавказский эндемик полиморфный вид *Dendrobaena shmidti*, который представлен здесь непигментированной собственно почвенной формой. Наибольшее видовое богатство люмбрицид представлено в горнолесном поясе, где обитают представители четырех морфо-экологических групп: подстилочные, почвенно-подстилочные, собственно почвенные и норный вид. В лесных сообществах обитает от 4 до 9 видов дождевых червей. Наименее разнообразны в видовом и бедны в численном отношении редколесья и криволесья на верхней границе леса, и субальпийский луг. Наибольшая численность и биомасса червей отмечена на пастбище. Во всех сообществах доминирует группа собственно почвенных видов. Высокая доля подстилочных видов отмечена только в валеже во всех лесных сообществах. Почвенно-подстилочную группу представляет главным образом *Lumbricus rubellus,* численность которого особенно высока на пастбище. Почвенно-подстилочный вид *Eisenia fetida* встречен только в валеже. Единственный норный вид *L. terrestris* обнаружен в двух лесных сообществах и на огороде поселка Домбай. В разложении валежа главная роль принадлежит мелким подстилочным видам *Dendrobaena octaedra, Dendrodrilus rubidus tenuis* и *Dendrobaena attemsi*, которым валеж служит основным местообитанием в весенне-летний период. Крупным почвенным и почвенно-подстилочным видам валеж служит дополнительным местообитанием, где половозрелые и ювенильные черви населяют подстилку и моховой покров, внутрь гниющей древесины приникают только ювенильные особи крупных видов.

Ключевые слова: валеж, лесной пояс, люмбрициды, пастбище, почва, распределение, редколесье, субальпийский луг, фауна, экология

EARTHWORMS (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) NEAR THE TOWNSHIP DOMBAY OF TEBERDA RESERVE (NORTHWEST CAUCASUS, KARACHAY-CHERKESSIA)

A.P. Geraskina

Smolensk State Medical University, Krupskaya Street, 28, 214019, Smolensk, Russia; e-mail: angersgma@gmail.com

ABSTRACT

The population and characteristics of biotope distribution of earthworms near the township Dombay of the Teberda Reserve were studied. A mountain-forest belt, sparse growths of trees, elfin woodlands at the top edge of the forest, a sub-alpine meadow and lower mountain pastures were screened. Faunistic and quantitative surveys of earth-

worms were conducted in the soil and deadwood. The method of excavation and manual disassembly of soil samples was used in soil research. In the study of deadwood, trunks of *Fagus orientalis* and *Picea orientalis* of the 2nd and 3rd stages of decomposition were examined manually. Quantitative values were calculated per unit area (1 m^2) and unit volume (1 m^3). Twelve species of Lumbricidae were described in total. The Crimean-Caucasian endemic polymorphic species *Dendrobaena shmidti*, represented here by an unpigmented endogeic form, has the greatest abundance, biomass and widespread distribution. The highest species richness of Lumbricidae is in the mountain-forest belt, which is inhabited by representatives of four morpho-ecological groups: epigeic, epi-endogeic, endogeic and anecic species. Forest communities are inhabited by 4–9 earthworm species. The lowest species diversity and abundance were observed in the sparse growths of trees, elfin woodlands at the top edge of the forest and the subalpine meadow. The highest abundance and biomass were observed on pasture. The endogeic earthworms were a dominant group in all communities. A high proportion of epigeic species in all forest communities was noted only for deadwood. The epi-endogeic group is represented primarily by *Lumbricus rubellus*, the abundance of which is particularly high in the pasture. The epi-endogeic species *Eisenia fetida* was found only in deadwood. The only anecic species, *L. terrestris,* was encountered in two forest communities and in a garden of Dombay. Small epigeic species *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus tenuis* and *Dendrobaena attemsi* play the main role in deadwood decomposition; deadwood serves as the main habitat for these species in spring and summer. Deadwood is an additional habitat for large-sized endogeic and epi-endogeic species; mature and juvenile worms live here in the litter and moss cover, the rotting wood is penetrated only by juveniles of large-sized species.

Key words: deadwood, forest belt, Lumbricidae, pasture, soil, distribution, sparse growth of tree, subalpine meadow, fauna, ecology

ВВЕДЕНИЕ

Люмбрикофауна Кавказа разнообразна и уникальна. По мнению Э.Ш. Квавадзе [Kvavadze] (1985) Кавказ можно считать одним из центров интенсивного видообразования и расселения люмбрицид. В связи с особенностями природы Кавказа, сложной историей формирования его биоты и палеогеографией, отдельные географические регионы Кавказа отличаются своеобразием и эндемизмом фауны дождевых червей.

Первые исследования люмбрикофауны Кавказа проводили в конце XIX в. Кулагин Н.М. [Kulagin] (1889), в XX веке: Michaelsen (1900, 1907, 1910), И.И. Малевич [Malevich] (1957, 1959, 1967), Перель [Perel] (1966, 1979), Квавадзе [Kvavadze] (1971, 1985). В настоящее время собран большой материал по люмбрикофауне центральной и западной части Северного Кавказа И.Б. Рапопорт [Rapoport] (2005, 2010 и др.), выполнены работы по фауне и экологии люмбрицид Центрального Предкавказья Т.В. Проконовой [Prokonova] (2005, 2006 и др.).

Исследования люмбрикофауны бассейна р. Теберда проводили Т.С. Перель [Perel] (1979) и И.И. Малевич [Malevich] (1967). Имеются сведения в монографии Э.Ш. Квавадзе [Kvavadze] (1985), где дано обобщение данных по фауне дождевых червей Кавказа и, в частности, Тебердинского заповедника; информация о дождевых червях альпийского пояса бассейна р. Теберда приведена в статье В.Г. Онипченко и О.Е. Знаковой [Onipchenko and Znakova] (1997). В последние годы изучение дождевых червей в Тебердинском заповеднике проводилось в Архызском и Тебердинском участках И.Б. Рапопорт [Rapoport] (2014a, 2014c), Рапопорт и Цепкова [Rapoport and Tsepkova] (2015).

В связи с тем, что детальное изучение фауны и экологии дождевых червей в бассейне р. Теберда по-прежнему представляет интерес, нами были проведены исследования на этой территории, отличающейся своеобразием почв, климата, геологии, гидрологии, флоры и фауны на Северо-Западном Кавказе.

Цель нашей работы состояла в изучении населения и особенностей биотопического распределения дождевых червей в горно-лесном поясе окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника.

МЕТОДЫ И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Работы проведены в мае 2014 г. и июне 2015 г. Полевой материал собран маршрутным методом преимущественно в южной части заповедника в

районе Домбая (Тебердинский участок): ущелья Домбай-Ульген, Алибек, Гоначхир; Русская поляна (правобережье р. Домбай-Ульген), кордон Кептала (правобережье верхнего течения р. Теберда); и севернее – долины рек Хаджибей, Бадук, Малая Хатипара и Большая Хатипара.

Согласно почвенно-географическому районированию данная территория расположена в умеренном биоклиматическом поясе, в западной буроземно-лесной почвенно-растительной области, в Северо-Кавказской почвенной горной провинции (Урусевская [Urusevskaya] 2007; Добровольский и др. [Dobrovolsky et al.] 2011). Почвообразующие породы – кислые магматические и метаморфические породы, ледниковые и аллювиальные отложения. Почвы бурые горно-лесные, средне- и легко-суглинистые, иногда супесчаные, слабо профильно развитые, скелетные (Владыченский и Гришина [Vladychensky and Grishina] 1987).

Благодаря переносу с юга через Главный Кавказский Хребет влажных воздушных течений с Черного моря здесь невысокие годовые колебания температур, высокая влажность и обилие осадков. В районе Домбая годовая сумма осадков 1344 мм в год. К северу по мере удаления от Главного Кавказского хребта повышается сухость климата. Устойчивый снежный покров в районе Домбая удерживается до 5 месяцев, среднегодовая температура +4.3 °C, средняя температура лета +12.8 °C, зимы –5.0 °C (Братков и др. [Bratkov et al.] 2005; Литвинов и др. [Litvinov et al.] 2014).

Были исследованы следующие сообщества: буково-пихто-ельники высокотравно-мелкотравные юго-западного склона ущелья Домбай-Ульген; буково-пихто-ельник зеленомошный в долине р. Бадук; буковый лес мертвопокровный в долине р. Бадук; буковый лес с кленом и ясенем мертвопокровный в долине р. Большая Хатипара; пастбище с нерегулируемым выпасом крупного рогатого скота в долине р. Малой Хатипары; буково-пихто-ельник крупнопапоротниковый в долине р. Хаджибей; пихто-ельник с буком и тисом мелкотравный кордона Кептала; буково-пихто-ельник крупнопапоротниковый и березово-ивовое криволесье в районе Русской поляны; пихто-ельник с буком зеленомошный в ущелье Гоначхир; пихто-ельники с буком, редколесья на границе леса и субальпийский луг Алибекского ущелья. Всего обследовано 15 типов сообществ. Характеристика местообитаний приведена в таблице 1. Практически во всех сообществах отмечены следы жизнедеятельности крупных млекопитающих: в долинах р. Бадук, Хаджибей и Б. Хатипара – порои и навоз кабанов; в горно-лесном поясе следы жизнедеятельности косули, медведя, волка, оленя; на субальпийских лугах – следы выпаса лошадей.

Проведены фаунистические и количественные учеты дождевых червей. Фаунистические сборы выполнены в разнообразных местообитаниях, благоприятных для люмбрицид: сырая подстилка и почва, гниющая древесина; мхи на камнях, скалах, почве и валеже; приручьевые и пойменные участки. Количественные сборы проводились в двух типах местообитаний: в почве и валеже. При исследовании почвы использовали метод раскопки и ручной разборки почвенных проб (Гиляров [Gilyarov] 1987). Размеры почвенной пробы составляли 50 × 50 см, глубина определялась мощностью почвы (от 10 до 40 см), повторность в каждом сообществе – от 4 до 12 проб (Табл. 1). Валеж выделялся произвольно, обследовали стволы *Fagus orientalis* (бук восточный) и *Picea orientalis* (ель восточная) 2 и 3 стадий разложения. Для количественной оценки червей в валеже измеряли диаметр и длину упавших стволов. Объем валежа рассчитывали по формуле $V = \varpi r^2 h$, где r – средний радиус ствола, h – высота ствола. Валеж разбирали полностью. Расчет показателей количественных сборов производили как на единицу площади (1 м^2), так и единицу объема (1 м^3). Всего было взято 84 почвенных пробы, проведено 11 обследований валежа (13 м^3), выполнено 42 фаунистических учета. Общий объем собранного материала составил 1618 особей.

Собранных червей фиксировали в 4% растворе формалина, видовую идентификацию проводили по определителю Т.С. Всеволодовой-Перель [Vsevolodova-Perel] (1997), биомассу определяли путем взвешивания зафиксированных червей с наполненным кишечником с учетом 10% потерь веса при хранении материала в течение нескольких месяцев (Мазанцева [Mazantseva] 1975). На всех пробных площадях проанализированы: видовой состав, численность, биомасса червей и возрастная структура – соотношение половозрелых и ювенильных червей в популяции. Жизненные формы люмбрицид представлены согласно классификации Т.С. Перель [Perel] (1975, 1979).

Таблица 1. Характеристика местообитаний (окрестности пос. Домбай Тебердинского заповедника).

Table 1. Characteristics of habitats (the neighborhood of the village Dombay of Teberda Reserve).

№	Тип сообщества Type of community	Место-нахождение сообщества Location of community	Высота н.у.м., м The height above sea level, m	Почва Soil							Валеж Deadwood				
				Число проб Number of samples	Глубина проб, см Sample depths, cm	Тип и разновидность почвы Type and variety of soil	T, °C	Влажность, % Humidity,%	pH	Плотность, г/см³ Density, g/cm³	Вид дерева L – длина, м D – диаметр, м Tree species L – length, m D – diameter, m	Стадия разложения Stage of decomposition	T, °C	Влажность, % Humidity,%	pH
1	Буково-пихто-ельник высокотравно-мелкотравный Beech-fir-spruce forest with tall and small grasses	ущелье Домбай-Ульген Dombay-Ulgen gorge	1755	8	10-20	бурозем легкосуглинистый Brown light-loam soil	8.2 ±1.3	35.0 ±5.2	6.5 ±0.5	1.3 ±0.3	*Picea orientalis* L=8; D=0.4	3	7.2 ±1.2	43.0 ±6.2	6.0 ±0.5
											Fagus orientalis L=7; D=0.6	2	8.5 ±1.8	32.0 ±4.2	6.7 ±0.5
2	Буково-пихто-ельник зеленомошный Beech-fir-spruce forest with green moss	Долина р. Бадук Valley of Baduk River	1436	4	30	бурозем среднесуглинистый Brown medium-loam soil	7.0 ±1.5	46 ±4.5	6.5 ±0.5	1.7 ±0.2	*Fagus orientalis* L=5; D=0.5	3	7.2 ±1.3	49.0 ±3.2	6.5 ±0.5
3	Буковый лес мертвопокровный Beech forest with dead cover		1356	4	30	бурозем легкосуглинистый Brown light-loam soil	8.0 ±1.0	48 ±3.5	6.0 ±0.5	1.8 ±0.2	*Fagus orientalis* L=8; D=0.4	2	6.6 ±1.8	37.0 ±9.2	6.5 ±0.6
4	Буковый лес с кленом и ясенем мертвопокровный Beech forest with maple and ash – dead cover	Долина р. Большая ХатипараValley of Big Hatipara River	1372	4	30	бурозем среднесуглинистый Brown medium-loam soil	10.5 ±2.0	45 ±4.5	6.0 ±0.5	2.6 ±0.3	*Fagus orientalis* L=7; D=0.6	2	6.2 ±1.3	55.0 ±5.2	6.5 ±0.4
5	Буково-пихто-ельник крупнопапоротниково-высокотравный Beech-fir-spruce forest with large ferns and tall grasses	Долина р. Хаджибей Valley of Hadzhibey River	1356	4	30-40	бурозем среднесуглинистый Brown medium-loam soil	11.4 ±1.7	40 ±3.7	6.5 ±0.5	2.0 ±0.5	Fagus orientalis L=8; D=0.4	2	8.9 ±1.6	39.0 ±5.9	6.9 ±0.5

Таблица 1. *Продолжение.*
Table 1. *Continued.*

№	Тип сообщества Type of community	Место-нахождение сообщества Location of community	Высота н.у.м., м The height above sea level, m	Почва Soil						Валеж Deadwood				
				Число проб Number of samples	Глубина проб, см Sample depths, cm	Тип и разновидность почвы Type and variety of soil	T, °C	Влажность, % Humidity,%	pH	Плотность, г/см³ Density, g/cm³	Вид дерева L – длина, м D – диаметр, м Tree species L – length, m D – diameter, m	Стадия разложения Stage of decomposition	T, °C	Влажность, % Humidity,%	pH
6	Пихто-ельник с буком и тисом мелкотравный Fir-spruce forest with beech and yew – small grasses	Кордон «Кептала» Cordon «Keptala»	1458-1550	12	15-25	бурозем легкосуглинистый Brown light-loam soil	9.4 ±1.5	30 ±2.5	6.5 ±0.5	1.5 ±0.2	*Fagus orientalis* L=5; D=0.5	3	8.2 ±2.3	35.0 ±4.2	7.6 ±0.2
											Fagus orientalis L=5; D=0.5	3	7.2 ±1.2	45.0 ±4.9	6.5 ±0.5
7	Буково-пихто-ельник крупнопапоротниковый Beech-fir-spruce forest with large ferns	«Русская поляна» «Russian Glade»	1568	4	20-30	бурозем среднесуглинистый Brown medium-loam soil	8.4 ±1.9	27 ±5.5	6.7 ±0.2	1.6 ±0.2	*Picea orientalis* L=8; D=0.4	3	6.2 ±1.0	33.0 ±4.2	6.0 ±0.2
8	Березово-ивовое криволесье Elfin of birch and willow		1670	4	20-30	бурозем оторфованый Brown peat soil	9.9 ±2.5	29 ±6.0	6.5 ±0.5	1.3 ±0.1					
9	Пихто-ельник с буком зелено мошный Fir-spruce forest with beech – green moss	Ущелье Гоначхир The gorge Gonachkhir	1690	4	20-30	бурозем легкосуглинистый Brown light-loam soil	8.4 ±1.5	33 ±8.5	6.5 ±0.5	1.9 ±0.2	*Picea orientalis* L=6; D=0.46	2	9.2 ±1.5	37.0 ±1.2	6.8 ±0.3
10	Пихто-ельник с буком высокотравно-мелкотравный Fir-spruce forest with tall and small grasses	Ущелье Алибек Alibek gorge	1636-1729	4	20-30	бурозем легкосуглинистый Brown light-loam soil	9.8 ±1.4	25 ±5.4	6.5 ±0.5	1.4 ±0.1	*Picea orientalis* L=5.5; D=0.48	3	8.2±1.8	26.0 ±4.0	6.6 ±0.4
11	Березовое криволесье с рябиной Elfin of birch with rowan		1886	4	20	бурозем супесчаный Brown sandy loam soil	11.1 ±1.1	22 ±4.4	6.5 ±0.1	1.6 ±0.2					

Таблица 1. *Продолжение.*
Table 1. *Continued.*

№	Тип сообщества Type of community	Место-нахождение сообщества Location of community	Высота н.у.м., м The height above sea level, m	Почва Soil							Валеж Deadwood				
				Число проб Number of samples	Глубина проб, см Sample depths, cm	Тип и разновид-ность почвы Type and variety of soil	T, °C	Влаж-ность, % Humi-dity,%	pH	Плот-ность, г/см^3 Density, g/cm^3	Вид дерева L – длина, м D – диаметр, м Tree species L – length, m D – diameter, m	Стадия разложе-ния Stage of decom-position	T, °C	Влаж-ность, % Humi-dity,%	pH
12	Ольхово-черему-ховое редколесье Alder-bird cherry sparse growth of trees	Ущелье Алибек Alibek gorge	1780	4	20	бурозем супесчаный Brown sandy loam soil	8.4 ±2.7	17 ±3.0	6.3 ±0.1	1.2 ±0.2					
13	Субальпийский луг Subalpine meadow		1905	8	20	дерновая супесчаная Sod sandy loam	12.1 ±0.5	27 ±3.8	6.5 ±0.5	1.3 ±0.2					
14	Пастбище Pasture	Долина р. Малая Хатипара Valley of River Small Hatipara	1332	4	40	дерновая тяжело-суглинистая Sod heavy loam	14.5 ±3.0	20 ±5.8	6.5 ±0.4	4.5 ±0.4					
15	Лесная редина на пастбище Forest fray on pasture		1332	4	40	бурозем светло-серый Brown soil light gray	11.0 ±1.5	17 ±2.6	6.5 ±0.5	2.7 ±0.3					

Во всех типах местообитаний определяли температуру, влажность и кислотность с помощью электронного индикатора PH 300, плотность почвы – с помощью ручного пенетрометра РП-1. Определение значений температуры, влажности и кислотности почвы производили в гумусово-элювильном горизонте, валежа – внутри гниющей древесины. Основная часть учетов проводилась в почвах с кислотностью, близкой к нейтральной, в утренние и дневные часы при умеренной влажности почвы (25–35%). По плотности почвы чаще рыхлые, реже уплотненные, за исключением пастбища, где почва очень плотная (Табл. 1).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Microsoft Excel 7.0. Для выявления статистически значимых различий при сравнении выборок использовали непараметрический критерий Краскела-Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика видового состава

Во всех типах сообществ было обнаружено 12 видов Lumbricidae (Claus, 1876), которые принадлежат к четырем морфо-экологическим группам:

1) подстилочные виды: *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874), *Dendrobaena attemsi* (Michaelsen, 1902);

2) почвенно-подстилочные виды*: Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843), *Esenia fetida* (Savigny, 1826);

3) собственно почвенные виды: *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826), *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891), *Dendrobaena shmidti* (Michaelsen, 1907), *Dendrobaena tellermanica (*Perel, 1966), *Octolasion lacteum* (Örley, 1885)*;*

4) норный вид: *Lumbricus terrestris* (Linnaeus, 1758).

По типу ареалов большинство видов космополиты: *A. caliginosa, A. rosea, D. octaedra, D. rubidus tenuis, L. rubellus, L. terrestris, O. lacteum, E. fetida;* два представителя средиземноморской группы: *D. attemsi* и *A. jassyensis;* один вид восточно-евроазиатского распространения – *D. tellermanica* (Рапопорт и Цепкова [Rapoport and Tsepkova] 2015); и один крымско-кавказский эндемик *D. shmidti.*

Население дождевых червей в почве

В лесных сообществах численность люмбрицид варьирует от 24 до 150 экз./м². В редколесьях и субальпийских лугах показатели численности и биомассы ниже, чем в лесом поясе (Табл. 2). Наибольшая численность и биомасса червей отмечена на пастбище КРС в долине р. Малая Хатипара (Табл. 2).

В видовом отношении наиболее разнообразна фауна горно-лесного пояса. Максимальное разнообразие червей выявлено в крупнопапоротниковом буково-пихто-ельнике в долине р. Хаджибей и в буковом лесу с кленом и ясенем в долине р. Большая Хатипара, где обнаружено 9 из 12 найденных в окрестностях Домбая видов. В среднем в буково-пихто-ельниках встречается 6 видов люмбрицид, включая долины рек и высокогорные леса на крутых склонах. В мертвопокровном буковом лесу в почве найдены только 3 вида, но при этом со значимо более высокой численностью и биомассой, чем в других типах леса. В лесах с преобладанием хвойных пород – в пихто-ельниках с буком в ущельях Гоначхир, Алибек и кордоне Кептала выявлено 4 вида люмбрицид. При этом количественные показатели в этих сообществах также невысокие.

На границе лесного и субальпийского пояса в почве редколесий Алибекского ущелья обнаружено 6 видов дождевых червей, на субальпийском лугу – 4 вида. На пастбище крупного рогатого скота с нерегулируемым выпасом выявлено 6 видов люмбрицид, как и в соседствующем участке редколесья, но при этом показатели численности и биомассы пастбищного участка и редколесья существенно различаются. Численность червей на пастбище в 17 раз выше, биомасса – в 23 по сравнению с рединой.

Основной вид, населяющий все биотопы от долин рек до субальпийского пояса, независимо от почвенных и лесорастительных условий – крымско-кавказский эндемик *D. shmidti*. Как правило, он доминант по численности (Табл. 2) и биомассе в большинстве обследованных сообществ. В наших сборах встречалась непигментированная почвенная форма этого вида.

Вторым по частоте встречаемости видов в сообществах является почвенно-подстилочный *L. rubellus*, этот вид не обнаружен только в березово-рябиновом криволесье. Максимальная числен-

Таблица 2. Видовой состав, численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) дождевых червей в почве (окрестности пос. Домбай Тебердинского заповедника).

Table 2. Species composition, abundance (ind./m²) and biomass (g/m²) of earthworms in the soil (the neighborhood of the village Dombay of Teberda Reserve).

Вид Lumbricidae Species of Lumbricidae	Тип сообщества (соответствует № в таблице 1) Type of community (numbers correspond to those in Table 1)														
	1	**2**	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Численность (экз./м²) Abundance (ind./m²)														
Dendrobaena shmidti	46±12.2	26±9.2	21±9.2	15±4.5	24±6.8	22±8.1	18±6.2	42±8.4	14±4.8	24±6.8	19±3.7	10±3.5	9±2.5	90±20	6±4.5
Dendrobaena tellermanica				3±2.1											
Dendrobaena attemsi	2±0.6	2±0.8		2±0.8	+				2±0.9				1±0.5		
Dendrobaena octaedra		2±0.7		+	8±3.5	4±1.5		2±0.5	3±1.4	2±1.1	3±1.0		2±0.5		
Dendrodrilus rubidus tenuis	5±0.5				5±2.0	1±0.5		3±1.1		3±1.6	2±1.5				
Lumbricus rubellus	1±0.4	17±4.6	12±5.5	+	10±4.3	+	2±0.5	24±4.8	7±3.5	5±3.2		16±3.5	6±1.5	107±25	5±3.6
Lumbricus terrestris	+			10±4.3			4±1.6								
Octolasion lacteum	1±0.5	7±4.7	103±18	4±2.5	28±8.8			9±1.5				22±4.5		95±21.1	2±1.1
Esenia fetida				+											
Aporrectodea caliginosa				1±0.5	1±0.9									27±5.6	4±1.6
Aporrectodea rosea														20±3.8	1±0.6
Aporrectodea jassyensis	5±3.5	3±1.7			18±9.3		1±0.9					1±0.4		19±3.2	2±1.0
Lumbricidae juv. sp.		2±1.5		7±4.5	8±2.4		4±1.5		2±0.5			11±4.7		69±11.4	5±2.3
Всего, экз./м² Total, ind./m²	60±10	59±13	136±14	42±6.6	102±24	27±5.5	28±4	80±10	28±4	34±6.8	24±3.5	60±4.4	18±3.7	427±45	25±4.2
Всего, г./м² Total, g/m²	48.2±6.3	33.0±5.2	48.2±5.1	35.8±4.6	40.5±6.1	13±2.5	14.3±3.1	48±5.9	21.5±4.1	18±3.6	15±2.5	27±4.9	8±2.4	246±38	10.5±3.7

Примечание: «+» вид найден в фаунистических учетах

Note: «+» species was found in faunal counts

ность *L. rubellus* – на пастбище крупного рогатого скота (Табл. 2), где он является доминантом. Высокая численная доля этого вида (около 30%) относительно других отмечена в зеленомошном буково-пихто-ельнике и березово-ивовом редколесье Русской поляны.

В более чем половине обследованных сообществ обнаружен *O. lacteum*. Наибольшее число отмечено в долинах рек и на пастбище (Табл. 2). С высотой его численность снижается, в лесах на крутых склонах *O. lacteum* отсутствует.

Мелкие подстилочные виды *D. octaedra, D. rubidus tenuis* и *D. attemsi* в подстилке и почве встречены не более чем в половине сообществ в количестве 2–4 экз./м^2. В почвах сообществ с хорошим, но не избыточным увлажнением обитает почвенный *A. jassyensis*, наибольшая численность и биомасса его отмечены в крупнопапоротниковом буково-пихто-ельнике в долине р. Хаджибей и на пастбище. Почвенные виды *A. caliginosa* и *A. rosea* массово обнаружены на территории пастбища и единично в его окрестностях. Отдельные особи *A. caliginosa* кроме этого найдены в буковом лесу в долине Б. Хатипары и буково-пихто-ельнике в долине р. Хаджибей. Почвенно-подстилочный *D. tellermanica* обнаружен в количестве 3 экз./м^2 в долине Б. Хатипары в буковом лесу и единично в долине Хаджибея. Норный червь *L. terrestris* – «большой выползок» – найден на Русской поляне в буково-пихто-ельнике и в буковом лесу с кленом и ясенем в долине Б. Хатипары. Отметим, что в большом количестве наблюдали выход это вида на поверхность почвы в ночные часы в поселке Домбай на территории огорода. *Esenia fetida* – «навозный червь» – в почвенных пробах найден только в долине Б. Хатипары при проведении фаунистических сборов в сырых местах.

В почве обследованных сообществ по численности доминирует группа почвенных видов от 65% на субальпийском лугу до 80% в буково-пихто-ельниках (Рис. 1). Группа почвенно-подстилочных видов имеет наибольшую относительную численность на пастбище (25%) и субальпийском лугу (33%). Подстилочные виды в относительно большем количестве (6%) обитают в почве буково-пихто-ельников и редколесий, на субальпийском лугу только 2%, на пастбище эти виды не найдены. Единственный представитель группы норных видов – *L. terrestris* – найден только в лесных местообитаниях.

Во всех обследованных сообществах, за исключением редколесий на границе леса, наблюдается преобладание ювенильных червей над половозрелыми (Рис. 2). Наибольшая доля ювенилов – на пастбище (90%), где среди молоди отмечен самый высокий процент червей вида *L. rubellus* и представителей рода *Aporrectodea*. В почве горнолесного пояса преобладают ювенильные черви собственно-почвенной группы видов – преимущественно *D. shmidti* и *O. lacteum*. Подстилочные виды *D. octaedra, D. rubidus tenuis* и *D. attemsi* в подстилке и почве в основном представлены половозрелыми особями.

Население дождевых червей в валеже

Наибольшие количественные показатели червей в гниющих стволах отмечены в буково-пихто-ельниках ущелья Домбай-Ульген, долинах р. Бадук и Хаджибей, в буковом лесу с кленом и ясенем в долине Б. Хатипары и в пихто-ельнике с буком Алибекского ущелья (Табл. 3).

При сравнении количественных показателей люмбрицид в валеже в зависимости от вида дерева и стадии разложения выявлено, что нет значимых различий в численности червей в гниющих стволах бука второй-третьей стадий разложения и ели второй-третьей стадии разложения, статистически значимой оказалась только большая биомасса червей в гниющих стволах бука в сравнении со стволами ели (Табл. 4).

Всего в обследованных лесах на валеже найдено 10 видов люмбрицид. Повсеместно встречается 4 вида: *D. octaedra, D. rubidus tenuis, D. attemsi, D. shmidti*. Как правило, видовое разнообразие червей валежа соответствует почвенному, но структура доминирования существенно отличается. В валеже выше доля подстилочных видов и ниже доля почвенных и почвенно-подстилочных (Рис. 1). Анализ данных по численному соотношению морфо-экологических групп показал, что нет статистически значимых различий в соотношении разных групп видов в зависимости от вида дерева и стадии разложения (Табл. 4), в связи с этим на рис. 1 представлена диаграмма усредненных значений доли разных морфо-экологических групп люмбрицид в валеже обследованной территории.

Черви собственно почвенной и почвенно-подстилочной групп обитают главным образом в

Таблица 2. Видовой состав, численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) дождевых червей в почве (окрестности пос. Домбай Тебердинского заповедника).

Table 2. Species composition, abundance (ind./m²) and biomass (g/m²) of earthworms in the soil (the neighborhood of the village Dombay of Teberda Reserve).

Вид Lumbricidae Species of Lumbricidae	Тип сообщества (соответствует № в таблице 1) Type of community (numbers correspond to those in Table 1)														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Численность (экз./м²) Abundance (ind./m²)														
Dendrobaena shmidti	46±12.2	26±9.2	21±9.2	15±4.5	24±6.8	22±8.1	18±6.2	42±8.4	14±4.8	24±6.8	19±3.7	10±3.5	9±2.5	90±20	6±4.5
Dendrobaena tellermanica				3±2.1											
Dendrobaena attemsi	2±0.6	2±0.8		2±0.8	+				2±0.9				1±0.5		
Dendrobaena octaedra		2±0.7		+	8±3.5	4±1.5		2±0.5	3±1.4	2±1.1	3±1.0		2±0.5		
Dendrodrilus rubidus tenuis	5±0.5				5±2.0	1±0.5		3±1.1		3±1.6	2±1.5				
Lumbricus rubellus	1±0.4	17±4.6	12±5.5	+	10±4.3	+	2±0.5	24±4.8	7±3.5	5±3.2		16±3.5	6±1.5	107±25	5±3.6
Lumbricus terrestris	+			10±4.3			4±1.6								
Octolasion lacteum	1±0.5	7±4.7	103±18	4±2.5	28±8.8			9±1.5				22±4.5		95±21.1	2±1.1
Esenia fetida				+											
Aporrectodea caliginosa				1±0.5	1±0.9									27±5.6	4±1.6
Aporrectodea rosea														20±3.8	1±0.6
Aporrectodea jassyensis	5±3.5	3±1.7			18±9.3		1±0.9					1±0.4		19±3.2	2±1.0
Lumbricidae juv. sp.		2±1.5		7±4.5	8±2.4		4±1.5		2±0.5			11±4.7		69±11.4	5±2.3
Всего, экз./м² Total, ind./m²	60±10	59±13	136±14	42±6.6	102±24	27±5.5	28±4	80±10	28±4	34±6.8	24±3.5	60±4.4	18±3.7	427±45	25±4.2
Всего, г./м² Total, g/m²	48.2±6.3	33.0±5.2	48.2±5.1	35.8±4.6	40.5±6.1	13±2.5	14.3±3.1	48±5.9	21.5±4.1	18±3.6	15±2.5	27±4.9	8±2.4	246±38	10.5±3.7

Примечание: «+» вид найден в фаунистических учетах

Note: «+» species was found in faunal counts

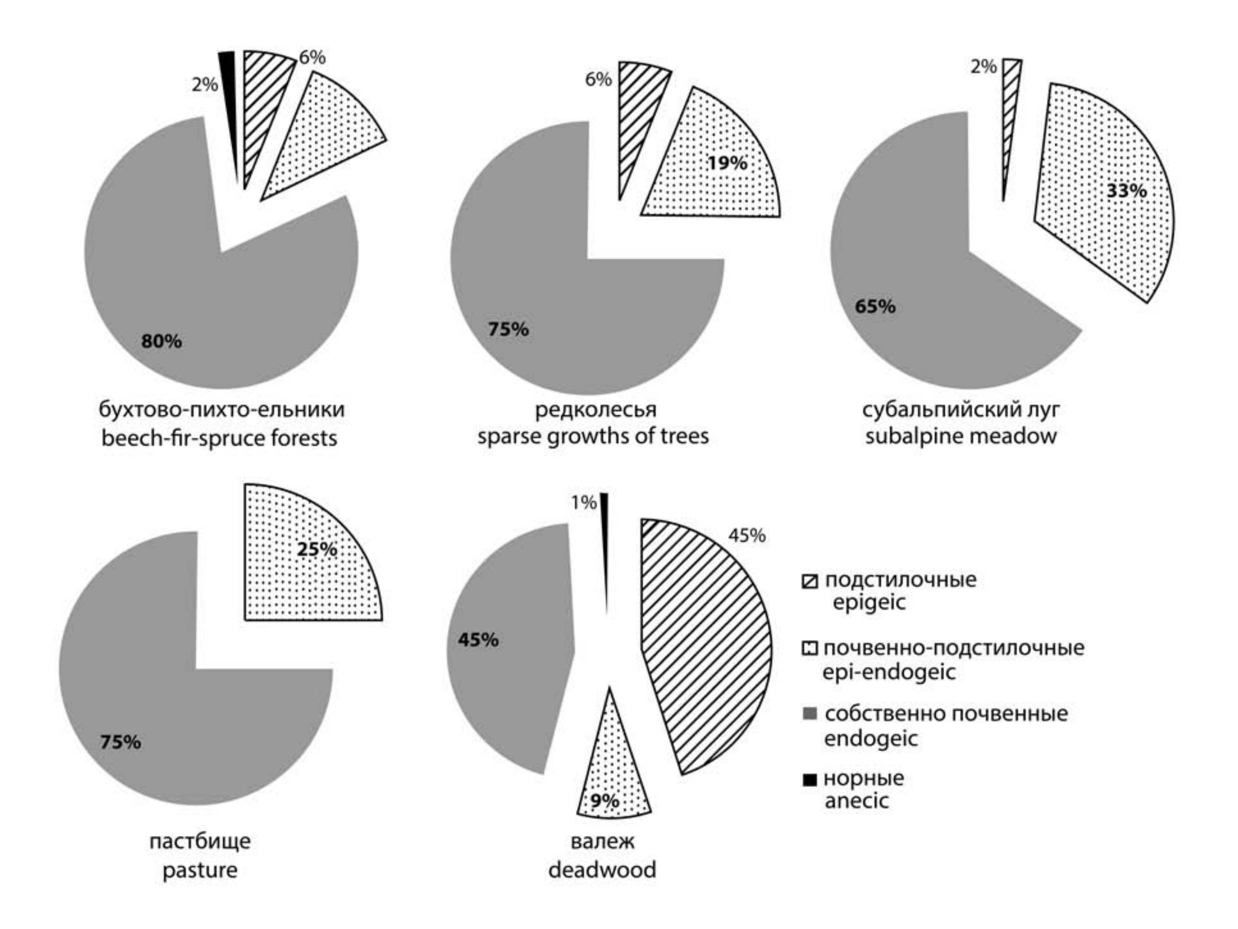


Рис. 1. Соотношение (%) по численности морфо-экологических групп дождевых червей.
Fig. 1. The proportion (%) in the number of morpho-ecological groups of earthworms.

моховом покрове и подстилке на валеже. Подстилочные виды проникают глубоко внутрь гниющих деревьев, пронизывая насквозь разлагающуюся древесину. Внутри валежин, в особенности 3 стадии разложения, было отмечено много ювенильных червей подстилочной группы и в небольшом количестве ювенилы собственно почвенной морфо-экологической формы *D. shmidti*. Из собственно почвенных видов на валеже помимо часто встречающегося *D. shmidti* отмечены *A. jassyensis* (в пяти сообществах), *O. lacteum* (в двух сообществах), *D. tellermanica* (в одном сообществе).

Почвенно-подстилочные виды найдены главным образом под корой упавших деревьев. *Lumbricus rubellus* встречен довольно часто, как половозрелые так и ювенильные черви обитают под корой ели и бука в тех сообществах, где этот вид обитает и в почве. *Esenia fetida* обнаружен только под корой бука в буково-пихто-ельнике высокотравно-мелкотравном и мертвопокровном буковом лесу, где в почве этот вид не найден.

Норный вид *L. terrestris* на валеже найден под корой бука в высокотравно-мелкотравном буково-пихто-ельнике ущелья Домбай-Ульген и под корой ели на Русской поляне. Обнаружены как половозрелые, так и крупные ювенильные особи этого вида.

В целом доля ювенилов выше в валеже бука (70%), чем в валеже ели (55%) (Рис. 2). При этом у большинства видов найдена молодь разных размерных групп: от мелких только что вышедших из коконов, до крупных неполовозрелых червей, у которых еще не идентифицируется область пояска.

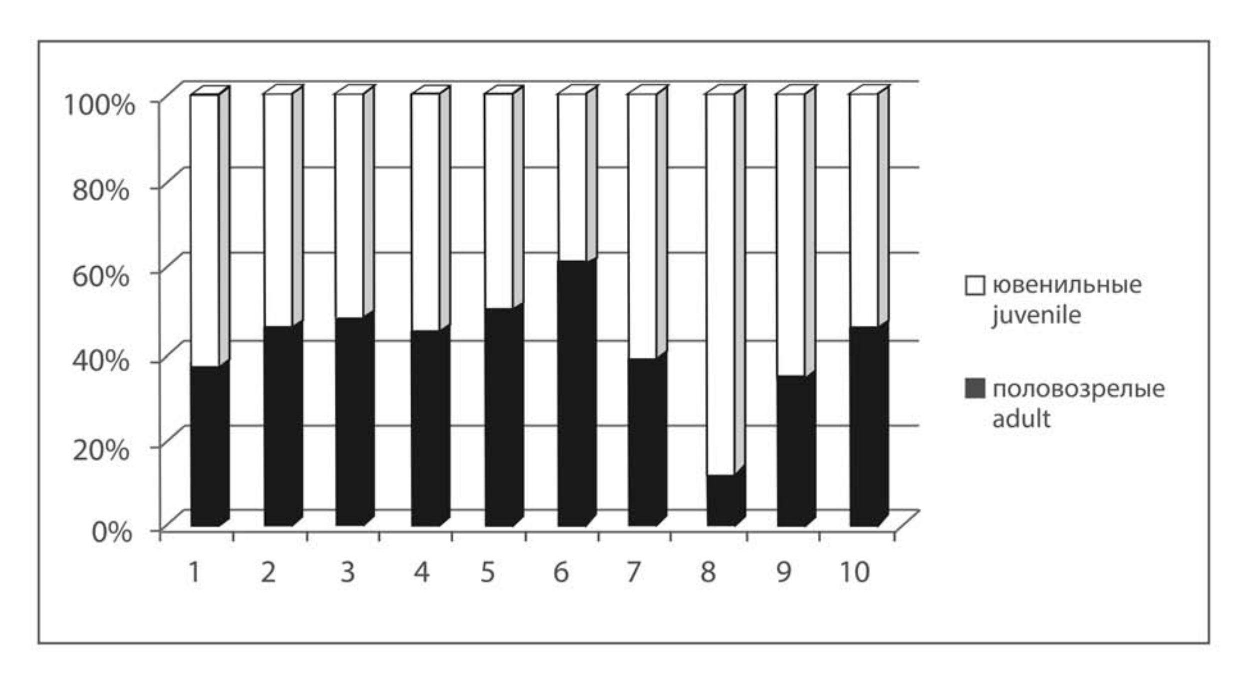


Рис. 2. Соотношение (%) половозрелых и ювенильных дождевых червей. 1–5 буково-пихто-ельники: 1 – высокотравно-мелкотравный, 2 – зеленомошный, 3 – мертвопокровный, 4 – крупнопапоротниковый, 5 – крупнопапоротниково-высокотравный; 6 – редколесья; 7 – субальпийский луг; 8 – пастбище; 9 – валеж *Fagus orientalis*; 10 – валеж *Picea orientalis*.

Fig. 2. The proportion (%) of adult and juvenile earthworms.
1–5 beech-fir-spruce forests: 1 – tall-small grass, 2 – green moss, 3 – dead cover, 4 – large fern, 5 – large fern-tall grass; 6 – sparse growth of trees; 7 – subalpine meadow; 8 – pasture; 9 – deadwood of *Fagus orientalis*; 10 – deadwood of *Picea orientalis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным Квавадзе [Kvavadze] (1985) люмбрикофауна территории всего Северо-Западного Кавказа насчитывает 22 вида. В Тебердинском заповеднике согласно последним исследованиям обитает 14 видов дождевых червей, из которых 2 крымско-кавказские субэндемики: *D. shmidti* и *D. mariupolienis* (Рапопорт и Цепкова [Rapoport, Tsepkova] 2015. Люмбрикофауна гор Кавказа не отличается настолько высоким эндемизмом, как например фауна Карпат, где из 97 видов дождевых червей – 39 эндемики (Pop et al. 2010; Csuzdi et al. 2011). В наших исследованиях обнаружено 12 видов люмбрицид и при этом не выявлен крымско-кавказский эндемик норный вид *D. mariupolienis*, широко распространенный на Кавказе (Всеволодова-Перель [Vsevolodova-Perel] 1997). *Dendrobaena mariupolienis* обитает в лесах и на лугах в достаточно хорошо развитых почвах, его ходы достигают 8 м глубины (Малевич [Malevich] 1950), поэтому при сборах его трудно учитывать и обнаружить в верхних почвенных горизонтах можно только при высокой влажности почвы.

В наших исследованиях из эндемиков Кавказа обнаружен только *D. shmidti*. Это вид широко распространен на Кавказе от степной зоны до альпийского пояса (Квавадзе [Kvavadze] 1985; Onipchenko and Znakova 1997; Рапопорт [Rapoport] 2010, 2014b). В окрестностях Домбая нами обнаружена только собственно почвенная форма, несмотря на то, что этот вид представлен тремя морфо-экологическими формами: подстилочной (пигментированные черви), почвенно-подстилочной (пигментация неполная, зачастую только на передних 15 сегментах тела) и почвенной (непигментированные черви) (Всеволодова-Перель [Vsevolodova-Perel] 1997). Все три формы этого вида были обнаружены нами в Архызском участке Тебердинского заповедника (не опубл.).

Во всех исследованных нами сообществах преобладает группа собственно почвенных видов, что является общим с большей частью районов Северного Кавказа (Рапопорт [Rapoport]

Таблица 3. Видовой состав, численность (экз./м³) и биомасса (г/м³) дождевых червей в валеже (окрестности пос. Домбай Тебердинского заповедника).

Table 3. Species composition, abundance (ind./m³) and biomass(g./m³) of earthworms in deadwood (the neighborhood of the village Dombay of Teberda Reserve).

Вид Lumbricidae Species of Lumbricidae	Тип сообщества Type of community										
	Буково-пихто-ельник Beech-fir-spruce					Буковый лес мертво-покровный Beech forest with dead cover	Буковый лес с кленом и ясенем мертво-покровный Beech forest with maple and ash – dead covers	Пихто-ельник с буком и тисом мелкотравный Fir-spruce forest with beech and yew – small grasses		Пихто-ельник с буком Fir-spruce forest with beech	
	высокотравно-мелкотравный tall-small grasses		зелено-мошный green moss	крупнопапо-ротниковый large ferns	крупнопапо-ротниково-высоко-травный large fern-tall grass					зелено-мошный green moss	высоко-травно-мелко-травный tall-small grasses
	Вид дерева и стадия разложения Tree species and stage of decomposition										
	Fagus orientalis 2	*Picea orientalis* 3	*Fagus orientalis*		*Picea orientalis* 2	*Fagus orientalis*		*Picea orientalis*			
			3	2		2	2	3	3	2	3
	Численность (экз./м³) Abundance (ind./m³)										
Dendrobaena shmidti	16±5.3*	25±5.5	25±11.3	18±6.3	14±4.6	12±3.5	24±8.4	12±7.8	25±9.5	6±2.9	25±9.1
Dendrobaena tellermanica				2±1.0							
Dendrobaena attemsi	26±14.2	18±2.4	15±5.4	15±5.7	6±2.4	10±2.6	20±6.4	4±1.1	8±3.6	2±1.0	27±8.0
Dendrobaena octaedra	12±5.1	24±4.6	16±3.6	8±2.5	4±2.0	7±3.1	6±2.2	3±2.0	5±2.0	5±2.2	15±6.4
Dendrodrilus rubidus tenuis	3±1.7	5±1.6	17±4.6	5±2.1	8±3.6	6±2.4	10±3.5	7±3.2	10±4.6		12±3.8
Lumbricus rubellus		6±4.4	12±3.6	6±3.2	6±2.2		3±1.1			8±2.90	
Lumbricus terrestris	4±0.5				3±1.1						
Octolasion lacteum		3±16		8±3.5							
Esenia fetida	5±1.4					4±1.3					
Aporrectodea jassyensis			7±1.5	3±1.0	2±1.0	5±1.7	9±3.5				
Lumbricidae juv. sp.	12±4.2	13±2.5		13±4.7	7±2.5	10±4.2	10±4.0	4±1.0	9±2.4		6±2.1
Всего, экз./м³ Total, ind./m³	78±12.3	97±18.1	92±12.3	78±15.3	50±5.8	56±15.6	82±13.1	30±8.6	57±7.4	21±3.9	85±6.7
Всего, г./м³ Total, g/m³	24.3±7.1	32.8±9.2	42.5±7.9	38.4±6.6	16.9±3.9	25.6±5.8	32.9±7.7	6.3±2.8	15.6±6.8	5.5±2.6	18.6±8.7

Таблица 4. Значения H-критерия Краскела-Уоллиса при сравнении общей численности, численности основных морфо-экологических групп и общей биомассы дождевых червей в валеже в зависимости от вида дерева и стадии разложения (α = 0.05).

Table 4. The values of Kruskal-Wallis H test when compared to the general population, the number of major morpho-ecological groups and the total biomass of earthworms in deadwood depending on the type of wood and the stage of decomposition (α = 0.05).

Группы сравнения Groups of comparison		df	H	H_U	p
Общая численность Total number of Lumbricidae	*Fagus* 2 st. × *Fagus* 3 st.	1	1.844 <	3.841	0.1745
	Picea 2 st. × *Picea* 3 st.	1	3.153 <	3.841	0.0758
	Fagus × *Picea*	1	0.534 <	3.841	0.4649
Численность основных морфо-экологических групп Number of main morpho-ecological groups of Lumbricidae	подстилочные epigeic *Fagus* × *Picea*	1	0.408 <	3.841	0.5228
	почвенно-подстилочные epi-endogeic *Fagus* × *Picea*	1	0.675 <	3.841	0.4113
	собственно почвенные endogeic *Fagus* × *Picea*	1	0.698 <	3.841	0.4034
Общая биомасса Total biomass of Lumbricidae	*Fagus* 2 st. × *Fagus* 3 st.	1	0.273 <	3.841	0.6015
	Picea 2 st. × *Picea* 3 st.	1	3.535 <	3.841	0.0601
	Fagus × *Picea*	1	4.006* >	3.841	0.0453

Примечание: st. – стадия разложения, * – различия статически значимы

Note: st. – stage of decomposition, * – differences are statistically significant

2014b). Виды этой группы имеют разнообразные ареалы. Доминирует крымско-кавказский эндемик *D. shmidti,* который населяет все биотопы. Довольно широко распространен космополит *O. lacteum*, особенно высока его численность в мертвопокровном буковом лесу, где отмечена повышенная влажность почвы (Табл. 1), что для этого вида является благоприятным фактором (Малевич [Malevich] 1950; Перель [Perel] 1975). *Dendrobaena tellermanica* – кавказский по происхождению вид с прерывистым восточно-евро-азиатским ареалом (Рапопорт и Цепкова [Rapoport and Tsepkova] 2015), встречался редко, только в долинах рек Б. Хатипара и Хаджибей. Данный вид на Кавказе чаще встречается в степных и лесо-степных районах (Рапопорт [Rapoport] 2014b). Средиземноморский вид *A. jassyensis*, который часто встречается на Кавказе (Всеволодова-Перель [Vsevolodova-Perel] 1997; Рапопорт [Rapoport] 2011) и космополиты *A. caliginosa* и *A. rosea* найдены в сообществах, где отмечено наличие органики крупных млекопитающих: на пастбище КРС и в лесах долины р. Хаджибей и Б. Хатипара на территории обитания диких кабанов. С этими сообществами тесно связано и распространение почвенно-подстилочного вида *L. rubellus*, который так же встречен на субальпийском лугу, где периодически происходит выпас животных. Другой представитель почвенно-подстилочной группы *E. fetida* встречен редко, только в лесных сообществах и чаще на валеже.

О приуроченности части видов дождевых к содержанию органики, поступающей в почву в результате выпаса можно судить по ряду работ (Антощенков и др. [Antoshchenkov et al.] 1980; Leon et al. 2003; Seeber et al. 2005; Curry et al. 2008 и др.) После прекращения выпаса на лугу в центральных Альпах (долина Штубай) показано снижение обилия и биомассы *L. rubellus*, при этом также значительно сокращается обилие и собственно почвенных видов *O. lacteum* и *A. rosea,* а значительное увеличение численности мелкого подстилочного вида *D. octaedra* не обеспечивает достаточную скорость разложения подстилки (Seeber et al. 2005). Повышение численности червей в почве на пастбищах, в особенности собственно почвенных и норных видов препятствует уплотнению почвы, которое происходит в ходе выпаса (Curry et

al. 2008). Прямая связь биомассы люмбрицид с содержанием органических веществ в почве показана и в горных буковых лесах на севере Германии (Scheu and Falka 2000). В нашем исследовании максимальная численность и биомасса выявлены на пастбище (Табл. 2), в сильно уплотненной тяжело суглинистой почве (Табл. 1). В видовом отношении здесь наиболее разнообразна группа собственно почвенных видов, из семи видов, населяющих пастбище – шесть собственно почвенные. В редине рядом с пастбищем, куда крупный рогатый скот заходит реже, и показатели численности и биомассы червей ниже, чем на пастбище.

Из группы норных видов удалось обнаружить только *L. terrestris* – в тех сообществах, где более мощный почвенный слой. Наблюдения массового выхода этого норника на поверхность почвы в ночные часы в пос. Домбай свидетельствуют об обитании этого вида в хорошо развитых почвах этого региона.

Группа подстилочных видов, представленная космополитами *D. octaedra, D. rubidus tenuis* и средиземноморским *D. attemsi,* принимает наиболее активное участие в деструкции валежа, где доля этих видов составляет почти половину численного населения люмбрицид (Рис. 2). Представители этой группы отсутствуют на пастбище и единичны на субальпийском лугу, где отсутствует лесная подстилка, более выражены колебания влажности и чаще происходит пересыхание почвы, а подстилочные виды являются достаточно влаголюбивыми.

Особый интерес в лесных сообществах представляет изучение валежа как местообитания дождевых червей. В частности, в ряде сообществ черви подстилочной группы в почве обнаружены единично, а в валеже их обилие существенно выше. При этом в почве выявлено преобладание половозрелых червей подстилочной группы, а в валеже – ювенилов, что свидетельствует о прохождении части жизненного цикла люмбрицид в гниющих стволах.

Почвенно-подстилочные влаголюбивые *L. rubellus* и *E. fetida* в ряде сообществ чаще встречаются на валеже (во мху или под корой), чем в почве, что, скорее всего, связано с более благоприятным и стабильным режимом влажности в гниющих стволах.

Собственно почвенные виды также заселяют гниющую древесину. Самый распространенный в наших исследованиях *D. shmidti* широко населяет не только почву, но и валеж, где в большом количестве обнаружены ювенильные особи этого вида, что свидетельствует о том, что на валеже проходит часть жизненного цикла червей. Крупные особи мигрируют при высокой влажности в моховой покров и подстилку на валеже, из-за больших размеров они не могут проникать внутрь гниющих стволов, но ювенилы проникают и глубже внутрь валежа, где участвуют в деструкции древесины, как и мелкие подстилочные виды.

Интересны находки норника *L. terrestris* на валеже. В почве его трудно обнаружить, вероятно, в маломощных почвах он живет глубоко под камнями, но так как питается на поверхности, может обитать и в валеже при благоприятных условиях. Найденные ювенилы достаточно крупной размерной группы, скорее всего, мигрировали в гниющие древесину из почвы, как и половозрелые особи.

Количественные показатели червей в валеже, главным образом, зависят от:

1) характера увлажнения – в долинах рек с благоприятным режимом увлажнения численность червей в валеже наиболее высока;

2) вида дерева – стволы бука быстрее подвергаются деструкции, чем ели (Vasek et al. 2015), поэтому значения биомассы червей в них выше;

3) стадии разложения – обилие червей прямо пропорционально стадии разложения.

Таким образом, исследование лесного пояса, включающее детальные учеты не только почвы, но и подробное обследование валежа, позволяет получить значительно более полное представление о населении люмбрицид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В окрестностях пос. Домбай Тебердинского заповедника обнаружено 12 видов дождевых червей. Из них наибольшую численность, биомассу и повсеместное распространение имеет крымско-кавказский эндемик – полиморфный вид *D. shmidti*, который представлен здесь непигментированной собственно почвенной формой. Наибольшее видовое богатство люмбрицид выявлено в горнолесном поясе, где обитают представители четырех морфо-экологических групп. Гетерогенность среды обитания, создаваемая лесным покровом, обеспечивает разнообразие благоприятных мест

обитания для люмбрицид: лесная подстилка, почва, валеж, благодаря чему в лесном поясе обитает от 4 до 9 видов дождевых червей.

Наименее разнообразны в видовом отношении редколесья на верхней границе леса и субальпийский луг, где встречается 4 вида люмбрицид, численность которых ниже, чем в лесных сообществах.

Наибольшая численность и биомасса червей отмечена на пастбище, где остается большое количество органики крупного рогатого скота. При этом на пастбище из-за отсутствия лесной подстилки не могут обитать подстилочные черви и норники, которые питаются на поверхности.

Во всех сообществах доминирует группа собственно почвенных видов. Высокая доля подстилочных видов отмечена только в таком местообитании, как валеж, при этом – независимо от типа лесного сообщества. Почвенно-подстилочную группу представляет главным образом один вид *L. rubellus,* численность которого особенна высока на пастбище, также он обитает на субальпийском лугу, в криволесье и лесном поясе. Единственный норный вид *L. terrestris* встречен в двух природных сообществах и на огороде пос. Домбай.

В разложении валежа наиболее активное участие принимают мелкие подстилочные виды *D. octaedra*, *D. rubidus tenuis*, *D. attemsi*, которым валеж в рассмотренный период года служит основным местообитанием. Для крупных собственно почвенных и почвенно-подстилочных видов валеж является важным дополнительным местообитанием, где они населяют подстилку и моховой покров, внутрь гниющей древесины приникают только ювенильные особи этих видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность и благодарность проф. О.В. Смирновой за всестороннюю помощь при проведении исследований, научные консультации, доброе отношение и поддержку на всех этапах работы; д.б.н. Т.С. Всеволодовой-Перель – за проверку собранного материала и консультирование по обсуждаемым вопросам; к.б.н. Н.Е. Шевченко – за активную помощь во время сбора материала, технические и научные советы, организацию и проведение экспедиции, а также анонимным рецензентам за ценные советы, рекомендации и замечания.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ, проект 16-04-00395 А.

ЛИТЕРАТУРА

Antoshchenkov V.F., Vasilevsky M.I. and Nasekina L.F. 1980. Earthworms in meadow soils as indicators of a regime of pasture exploitation. *Ekologiya,* **3:** 77–82. [In Russian].

Bratkov V.V., Salpagarov A.D. and Mokrousov D.O. 2005. Seasonal dynamics of landscapes of the Teberda Reserve. *Proceedings of the Teberdinsky State Reserve,* **41**: 96 p. [In Russian].

Csuzdi C., Pop V.V. and Pop A.A. 2011. The earthworm fauna of the Carpathian Basin with new records and description of three new species (Oligochaeta: Lumbricidae). *Zoologischer Anzeiger,* **250**(1): 2–18.

Curry J.P., Doherty P., Purvis G. and Schmidt O. 2008. Relationships between earthworm populations and management intensity in cattle-grazed pastures in Ireland. *Applied Soil Ecology,* **39**(1): 58–64.

Dobrovolsky G.V., Urusevskaya J.S. and Alyabin I.O. 2011. Map of soil-geographic zoning, the scale of 1:15 000 000. The National Atlas of the Russian Federation soil. Astrel AST Moscow: 198–201. [In Russian].

Gilyarov M.S. 1987. Recording of large invertebrate (mesofauna). In: Quantitative Methods in Soil Zoology. Nauka, Moscow: 9–26. [In Russian].

Kulagin N.M. 1889. Materials on the natural history of earthworms (Lumbricidae). *Izvestiya obshchestva lyubiteley estestvoznaniya i etnografii*, **58**(2): 1–65. [In Russian].

Kvavadze E.Sh. 1971. A new species of earthworm in eastern Georgia – *Dendrobaena kurashvilii* sp. nov. (Lumbricidae, Oligochaeta). *Soobshheniya AN GSSR,* **63**(2): 465–466. [In Russian].

Kvavadze E.Sh. 1985. Earthworms (Lumbricidae) of the Caucasus. Metsniereba, Tbilisi, 238 p. [In Russian].

Leon Y.S.D., Zou X., Borges S. and Ruan X. 2003. Recovery of native earthworms in abandoned tropical pastures. *Conservation Biology,* **17**(4): 999–1006.

Litvinov A.E., Bekuh Z.A. and Kuznetsov I.K. 2014. Analysis of bioclimatic potential of some resorts in the Western Caucasus. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo zentra Rossiyskoy akademii nauk,* **16**(5): 286–290. [In Russian].

Malevich I.I. 1950. Collecting and studying earthworms – soil-formers. USSR Academy of Sciences, Moscow–Leningrad, 39 p. [In Russian].

Malevich I.I. 1957. Some data on the distribution of oligochaetes (Oligochaeta, Lumbricidae) in the USSR. *Materials of the Leningrad of the Society of Naturalists,* **73**(4): 81–86. [In Russian].

Malevich I.I. 1959. A study of the distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the USSR. *Uchenye zapiski MGPI im. Potemkina*, **104**(8): 299–310. [In Russian].

Malevich I.I. 1967. Earthworms Teberda Reserve. Materials of the III Zoological Conf. pedagogical institutes RFSR, Volgograd: 313–315. [In Russian].

Mazantseva G.P. 1975. Changes in the weight of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) during the storage of fixed material. Problems of Soil Zoology: Proceedings of the V All-Union Meeting, Vilnius: 218–219.

Michaelsen J.W. 1900. The Lumbricidae fauna of Eurasia. *Yearbook of the Zoological Museum of the Imperial Academy of Sciences*, **5**: 213–225.

Michaelsen J.W. 1907. The Lumbricidae of Caucasian Museum in Tbilisi. *Releases of Caucasian Museum*, **3**: 81–93.

Michaelsen J.W. 1910. For knowledge of the earthworm and its dissemination. *Yearbook of the Zoological Museum of the Imperial Academy of Sciences*, **15**:1–74.

Onipchenko V.G. and Znakova O.E. 1997. The structure of large soil invertebrate communities (Mesofauna) in the alpine ecosystems of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. *Oecologia*, **6**: 35–38.

Perel T.S. 1966. Earthworms in the forest soil of the Northwest Caucasus. In: P.M. Rafes (Ed.). The impact on animal productivity of forest ecosystems. Nauka, Moscow: 146–165 p. [In Russian].

Perel T.S. 1975. Life forms of earthworms (Lumbricidae). *Zhurnal obshhey biologii,* **36**(2): 189–202. [In Russian].

Perel T.S. 1979. Dissemination and distribution patterns of the earthworm fauna of the USSR. Nauka, Moscow, 272 p. [In Russian].

Pop A.A., Pop V.V. and Csuzdi C. 2010. Significance of the Apuseni Mountains (the Carpathians) in the origin and distribution of Central European earthworm fauna: (Oligochaeta: Lumbricidae). *Zoology in the Middle East*, **51**(2): 89–110.

Prokonova T.V. 2005. Some patterns in the formation of the lumbricid fauna (Oligochaeta, Lumbricidae) of the landscapes of the Central Caucasus. Proceedings of the International Conference: Mountain ecosystems and their components. Vol. 2. Nalchik: 73–78. [In Russian].

Prokonova T.V. 2006. Ecological characteristics of Lumbricidae (Annelida, Oligochaeta) of the Central Caucasus. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. SGU, Stavropol, 19 p. [In Russian].

Rapoport I.B. 2005. A new species of the genus *Lumbricus* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Zoologicheskij zhurnal*, **84**(8): 1015–1016. [In Russian].

Rapoport I.B. 2010. Seasonal activity of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the belt of deciduous forests of the Kabardino-Balkarian State Reserve and surrounding mountain areas (Central Caucasus). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*, **12**(1–5): 1345–348. [In Russian].

Rapoport I.B. 2011. Species composition, synecological characteristics and landscape distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the subalpine zone of the Central Caucasus (Terek variant). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo zentra Rossiyskoy akademii nauk*, **13**(1–5): 1140–1145. [In Russian].

Rapoport I.B. 2014a. Habitat distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Teberdinsky protected area with the highest degree of protection (Arkhyz land, Northwest Caucasus). Materials of interregional scientific-practical conference: Modern problems of specially protected natural areas of regional importance and ways of solving them. Voronezh State University: 214–218. [In Russian].

Rapoport I.B. 2014b. Fauna, community structure and distribution of mountain-belt earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the central part of the Kuban variant belts (North-Western Caucasus, the Republic of Adygea). *Vestnik Adygeyskogo gosudarstvennogo universiteta*, **147**(4): 77–84. [In Russian].

Rapoport I.B. 2014c. Fauna and structure of the population of earthworms (Lumbricidae) in forest communities of the Teberda Reserve and adjacent territories (Northwest Caucasus): Proceedings of the XVII National Conference on Soil Zoology. KMK, Moscow: 176–178. [In Russian].

Rapoport I.B. and Tsepkova N.L. 2015. Population structure and topical preferendums of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the soils of forest formations in the river basins of the Teberda and the Big Zelenchuk (Teberda Reserve, North-Western Caucasus). *Izvestija Samarskogo nauchnogo zentra Rossiyskoy akademii nauk*, **17**(6): 33–39. [In Russian].

Scheu S. and Falca M. 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro-and a mesofauna-dominated community. *Oecologia*. 123(2): 285–296.

Seeber J., Seeber G.U.H., Kössler W., Langel R., Scheu S. and Meyer E. 2005. Abundance and trophic structure of macro-decomposers on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol): effects of abandonment of pasturing. *Pedobiologia*, **49**(3–1): 221–228.

Urusevskaya I.S. 2007. Types of zoning and soil-geographical zoning of mountain systems in Russia. *Pochvovedenie*, **11**: 1285–1297. [In Russian].

Vasek S., Vasek Z., Bilek L., Remes J. and Stricha V. 2015. The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand – a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology*, **73**: 21–32.

Vladychensky A.S. and Grishina L.A. 1987. Soils of Teberda Reserve. Collection of scientific papers: The dynamics, structure and modern soil processes. Kalinin: 65–87. [In Russian].

Vsevolodova-Perel T.S. 1997. Earthworms of the Russian fauna: Inventory and identification key. Nauka, Moscow, 102 p. [In Russian].

Представлена 8 мая 2016; принята 3 ноября 2016.